種内でのエンドファイト感染個体と未感染個体の共存 : 植食者の役割に注目して(第3回生物数学の理論とその応用)

AUTHOR(S):

岩田, 繁英; 竹内, 康博

CITATION:

岩田, 繁英 ...[et al]. 種内でのエンドファイト感染個体と未感染個体の共存 : 植食者の役割に注目して(第3回生物数学の理論とその応用). 数理解析研究所講究録 2007, 1551: 157-162

ISSUE DATE:

2007-04

URL:

http://hdl.handle.net/2433/80877

数理解析研究所講究録
第1551巻2007年157-162

種内でのエンドファイト感染個体と未感染個体の共存 -植食者の役割に注目して-

Coexistence of Plants Individuals with and without Endophyte Infection -Role of Herbivores-

岩田 繁英 (Shigehide Iwata), 竹内 康博 (Yasuhiro Takeuchi)
静岡大学創造科学技術大学院
Graduate School of Science and Technology, Shizuoka University.

概要

植物は様々な形で微生物と相互作用している (ex. 菌根菌による菌根形成により栄養摂取効率の上昇. エンドファイト (植物内生菌) の存在による植物の耐虫性, 耐乾性の獲得等々). 我々は植物と相互作用のある微生物の中でも, 植物内部で共生関係にある微生物に注目し同一植物で, エンドファイトに感染した個体と感染していない個体の共存について議論する. 更に, 植食者が2種類の個体の共存に与える影響を, エンドファイトに感染した個体が1) エンドファイトに感染した個体のみ生産する場合と2) 感染, 未感染の個体を生産する場合に分けて考える. 1を考慮したモデルでは植食者の存在は2種類の個体の共存を促進させることはなかったが, 2を考慮したモデルでは植食者の存在によって2種類の個体の共存が促進される場合があることを示した.

1 導入

植物は多くの微生物と相互作用し, 両者が共生関係にあるものもいる (Alissa and Keith, 2000; Clay and Holah, 1999; Clay and Schardl, 2002; Glenn et. al., 1996; Hatcher et. al., 2006; Omachi et. al. 2001). 本研究は植物に内生して垂直伝播するエンドファイトに注目する. 本研究では差分方程式で記述されたロッタリーモデル (Chesson and Warner 1981) を用いる. ロッタリーモデルでは t 年からの生き残りと再生産による新しい個体により $t+1$ 年目の個体数が決定される. 種 i は $1-\delta_i$ という割合で生き残るとともに死亡によって空き地をつくる. よって植物 i 種が時刻 t で占有している面積割合を $P_{i,t}$ とすると, 死亡によってできた空き地が占める割合は $S(P_{1,t},\cdots,P_{n,t})=1-\sum_{j=1}^{n}(1-\delta_j)P_{j,t}$ で表現される. 新しく生産された種子 $\beta_i P_{i,t}$ は, 全体の種子数に対する種 i の種子数の比, $\beta_i P_{i,t}/\sum_{j=1}^{n}\beta_j P_{j,t}$ で空き地に侵入, 定着, 成長する. 以上から, 種 i の占有する面積は次の差分方程式で表現できる:

$$P_{i,t+1} = (1-\delta_i)P_{i,t}+S(P_{1,t},\cdots,P_{n,t})\frac{\beta_i P_{i,t}}{\sum_{j=1}^{n}\beta_j P_{j,t}} \tag{1}$$

ここで初期値は, $P_{i,0}>0$, $\sum_{j=1}^{n}P_{j,0}\leq 1$ を満たす. このとき, 任意の $t>0$, $n\geq i\geq 1$ に対して $\sum_{j=1}^{n}P_{j,t}=1$, $P_{i,t}\geq 0$ が成立する. このモデルでは $\beta_i/\delta_i=\beta_j/\delta_j$, $i\neq j$, $i,j>0$ を満たす特殊な状況では植物種は共存するが $n\geq 2$ において一般に共存できない.

次に植食者 x の効果を入れてみよう, 簡単のために植食者は餌 (植物) の量に依存せずに増殖を行うものとし次世代の植食者の個体数は関数 $f(x_t)$ で決定されるとする. 植食者が植物を食べる割合を $1-g_i(x_t)$(この割合は枯死等で死亡しなかった植物の中から植食者が食べた割合を示す.) とすると今度は次の差分方程式が成立する.

$$\begin{aligned} P_{i,t+1} &= g_i(x_t)(1-\delta_i)P_{i,t}+S(P_{1,t},\cdots,P_{n,t},x_t)\frac{\beta_i P_{i,t}}{\sum_{j=1}^{n}\beta_j P_{j,t}} \\ x_{t+1} &= f(x_t) \end{aligned} \tag{2}$$

ここで、$S(P_{1,t},\cdots,P_{n,t},x_t)=1-\sum_{j=1}^{n}g_j(x_t)(1-\delta_j)P_{j,t}$, $P_{i,0}>0$, $n\geq i\geq 1$, $\sum_{j=1}^{n}P_{j,0}\leq 1$. 他のパラメータ δ_i, β_i の意味は (1) と同じである．(2) に関しても任意の $n\geq i\geq 1$, $t>0$ に対して $\sum_{j=1}^{n}P_{j,t}=1$, $P_{i,t}\geq 0$ が成立する事がわかる．簡単のために，植食者は平衡状態 $x^*=f(x^*)$ に達していると仮定すると植物の共存平衡点は一般に存在しない．ただし２種系 ($n=2$) では，共存平衡点が特殊な状況 $\beta_1/(1-g_1(x^*)(1-\delta_1))=\beta_2/(1-g_2(x^*)(1-\delta_2))$ で存在する．エンドファイトに感染した個体を 1，感染していない個体を 2 と考えた場合，エンドファイト感染個体 (未感染個体) は感染個体 (未感染個体) のみしか生産しない場合に対応し，２種類の個体は共存できない事がわかる．

本研究では，同一植物をエンドファイトに感染した個体と感染していない個体の２つのグループに分けて考えエンドファイトに感染した個体は感染した個体と未感染の個体を生産すると仮定する (この仮定は *Neotyphodium* endophyte を考えれば自然な仮定である．)．加えて，植食者を考えたモデルを構築してエンドファイトに感染した植物がいる状況での植食者が種の共存に与える影響を考察していく．

2　エンドファイトを考慮したモデル

植食者とエンドファイトを考慮しモデルを構成しよう．エンドファイトは垂直伝播するので，エンドファイトに感染していない個体からは未感染の個体のみ生産され，感染した個体からは感染した個体と未感染の個体の両方が生産される．

エンドファイトに感染していない個体が占める割合を P_t，エンドファイトに感染した個体が占める割合を P_t^e，植食者は x_t とする．エンドファイトに感染していない (している) 個体の死亡率は $0\leq\delta\leq 1$ $(0\leq\delta^e\leq 1)$ とし，繁殖率は $\beta>0$ $(\beta^e>0)$ であるとする．エンドファイトに感染した個体から生産された種子の中で感染していない個体となる種子の割合を $0\leq\theta\leq 1$ とすると，エンドファイトに感染した個体，感染していない個体，植食者は次のように表現することができる．

$$\begin{aligned}
P_{t+1} &= g(x_t)(1-\delta)P_t + S(P_t,P_t^e,x_t)\frac{\beta P_t+\theta\beta^e P_t^e}{\beta P_t+\beta^e P_t^e} \\
P_{t+1}^e &= g^e(x_t)(1-\delta^e)P_t^e + S(P_t,P_t^e,x_t)\frac{(1-\theta)\beta^e P_t^e}{\beta P_t+\beta^e P_t^e} \\
x_{t+1} &= f(x_t)
\end{aligned} \tag{3}$$

ここで，$S(P_t,P_t^e,x_t)=1-g(x_t)(1-\delta)P_t-g^e(x_t)(1-\delta^e)P_t^e$, $P_0>0$, $P_0^e>0$, $P_0+P_0^e\leq 1$ とする．更に，$1-g(x_t)$ と $1-g^e(x_t)$ はエンドファイトに感染していない個体，感染している個体が植食者によって食べられる割合を示し，次の仮定を満たすとする：

1. $g(0)=1$, $g^e(0)=1$.
2. x について，非負の単調減少関数．

このモデルに関しても上述の初期値を与えることで任意の $t>0$ に対して $P_t>0$, $P_t^e>0$, $P_t+P_t^e=1$ が成立する事を容易に証明できる．一方で，$f(x_t)$ に関しては解の非負，有界性を保つ関数を定義する必要がある．(3) で $\theta=0$ とすると，(2) において $n=2$ とし P を P_1，P^e を P_2 と対応して考える事ができる．

3 内部平衡点

共存平衡点とその安定性を考える. 本研究では簡単のため植食者の個体数は平衡状態 $x^* > 0$ に達していると考える.

3.1 内部平衡点の存在

内部平衡点の存在条件は下記の通りである.

定理. 内部平衡点が存在する必要十分条件は,

$$\{1-g(x^*)(1-\delta)\}(1-\theta)\beta^e - \beta\{1-g^e(x^*)(1-\delta^e)\} > 0 \tag{4}$$

証明. 内部平衡点 P^*, P^{e*} は次の式を満たす:

$$\frac{\{1-g(x^*)(1-\delta)\}P^*}{\beta P^* + \theta\beta^e P^{e*}} = \frac{1-g^e(x^*)(1-\delta^e)}{(1-\theta)\beta^e}.$$

上式を変形して

$$\begin{aligned}\left[\frac{\{1-g(x^*)(1-\delta)\}(1-\theta)\beta^e}{1-g^e(x^*)(1-\delta^e)} - \beta\right] P^* &= \theta\beta^e P^{e*}, \\ P^{e*} &= A(x^*)P^*.\end{aligned} \tag{5}$$

ここで, $A^*(x) = \left[\frac{\{1-g(x^*)(1-\delta)\}(1-\theta)\beta^e}{1-g^e(x^*)(1-\delta^e)} - \beta\right]/\theta\beta^e$. 更に,

$$\begin{aligned}
P^{e*} &= g^e(x^*)(1-\delta^e)P^{e*} + \{1-g(x^*)(1-\delta)P^* - g^e(x^*)(1-\delta^e)P^{e*}\}\frac{(1-\theta)\beta^e P^{e*}}{\beta P^* + \beta^e P^{e*}} \\
1 &= \left\{\frac{1-g^e(1-\delta^e)}{(1-\theta)\beta^e}\beta + g(x^*)(1-\delta)\right\}P^* + \left\{\frac{1-g^e(1-\delta^e)}{(1-\theta)\beta^e}\beta^e + g^e(x^*)(1-\delta^e)\right\}P^{e*} \\
1 &= \left[\frac{1-g^e(1-\delta^e)}{(1-\theta)\beta^e}\beta + g(x^*)(1-\delta) + \left\{\frac{1-g^e(1-\delta^e)}{(1-\theta)\beta^e}\beta^e + g^e(x^*)(1-\delta^e)\right\}A(x^*)\right]P^* \\
P^* &= \frac{1}{\frac{1-g^e(x^*)(1-\delta^e)}{(1-\theta)\beta^e}\beta + g(x^*)(1-\delta) + \left\{\frac{1-g^e(x^*)(1-\delta^e)}{(1-\theta)\beta^e}\beta^e + g^e(x^*)(1-\delta^e)\right\}A(x^*)}
\end{aligned} \tag{6}$$

ここで, $\beta\{1-g^e(x^*)(1-\delta^e)\}/(1-\theta)\beta^e + g(x^*)(1-\delta)$ と $\beta^e\{1-g^e(x^*)(1-\delta^e)\}/(1-\theta)\beta^e + g^e(x^*)(1-\delta^e)$ は δ, δ^e, θ, $g(x)$, $g^e(x)$ の定義から正の値をとる. すると $A(x^*) > 0$ が満たされるなら, (6) は正である. 以上より十分性が証明された. 必要性は, (5) 式から明らか. 証明終了. □

条件 (4) は, モデル (2) の内部平衡点の存在条件 $\beta_1/(1-g_1(x^*)(1-\delta_1)) - \beta_2/(1-g_2(x^*)(1-\delta_2)) = 0$ に比べて一般性がある条件である.

3.2 内部平衡点の安定性

ヤコビ行列を J とすると固有方程式は次のようになる:

$$0 = |J - \lambda E|$$

ここで λ は固有値として，E は単位行列である．付録 A より固有方程式を計算すると下記のようになる:

$$0 = \left| \begin{array}{ccc} G(1-R)-\lambda & S\frac{\theta\beta^e}{\beta P+\beta^e P^e} - G^e R & \frac{\partial F}{\partial x} \\ -GR^e & 1-G^e R^e - \lambda & \frac{\partial F^e}{\partial x} \\ 0 & 0 & \frac{\partial f(x)}{\partial x} - \lambda \end{array} \right|_{P=P^*, P^e=P^{e*}, x=x^*}$$

この固有方程式を計算をすると次の 3 つの固有値を得る．

$$0,\ \ 1+(G-G^e)R^e,\ \ \frac{\partial f(x)}{\partial x}$$

植食者は常に平衡状態にあると仮定しているので $|\partial f(x)/\partial x| < 1$ を満たすとする．このとき $|1+(G-G^e)R^e| < 1$(すなわち，$-2 < (G-G_e)R^e < 0$) であれば内部平衡点が安定となる．この安定条件は $\beta < \beta^e$, $\delta > \delta^e$, $\theta = 1$ のときに満たされる．すなわち，エンドファイト感染により個体の種子生産効率が大きくなり，死亡率が下がり，感染個体から多くの非感染個体が流出されるような場合，内部平衡点が安定となる．現段階では内部平衡点は存在すれば安定であることが数値計算から予測される．しかし，数学的な証明は今後の課題である．

4 結果

以上のより内部平衡点とその安定性が明らかとなった．この結果を元に，$f(x) = rx/(1+x)$, $g(x) = g^e(x) = 1/(1+x)$ としてパラメータを $\delta = 0.09$, $\delta^e = 0.14$, $\beta = 1.3$, $\beta^e = 2.6$, $\theta = 0.4$, $r = 6$, $P_0 = 0.2$, $P_0^e = 0.2$ として数値計算を行った．その結果，植食者が存在しない ($x_0 = 0$) 場合，$\{1-g(0)(1-\delta)\}(1-\theta)\beta^e - \beta\{1-g^e(0)(1-\delta^e)\} < 0$ となり P^*, $P^{e*} < 0$ となる．一方で，$x_0 > 0$ である場合は平衡状態 $x^* = r-1 = 5$ に必ず達する．このとき $\{1-g(x^*)(1-\delta)\}(1-\theta)\beta^e - \beta\{1-g^e(x^*)(1-\delta^e)\} > 0$ となり内部平衡点を持つ．このパラメータの場合，植食者が存在しない場合 ($x_0 = 0$ の場合) にはエンドファイトに感染した個体が絶滅するが，存在する場合 ($x_0 > 0$ の場合) にはエンドファイトに感染している個体が非感染個体とともに生き残ることができるようになる．

5 考察

オリジナルのロッタリーモデルではエンドファイトに感染した個体とエンドファイトに未感染である個体を 2 種とみたとき，一般には共存することはできなく，植食者の効果を入れた場合でも一般に共存する事はできなかった ((3) で $\theta = 0$ の場合)．この場合，エンドファイト感染個体 (未感染個体) はエンドファイト感染個体 (未感染個体) しか生産しない．一方で，エンドファイトを考慮しエンドファイトに感染した個体が未感染の個体も生産する状況では定理のように一般に共存する可能性がある事がわかった．このとき，植食者が存在しない時にはエンドファイトに感染した植物は生き残ることができないが植食者が存在することによってエンドファイトに感染した植物が共存できるような状況が発見された．この結果から実際の生態系においても，2 種類の形質が異なる同じ植物種個体の共存が植食者の存在により起こっている可能性がある事がわかる．このような状況は同じ種の個体の中でも感染した個体 (未感染の個体) は感染した個体 (未感染の個体) に限定した種子しか生産しない状況では起こりえない ((1), (2) より)．しかし，(3) のように感染した個体から感染した個体と未感染個体になる種子の両者が生産される場合にのみ 2 種類の

共存が起こりうる．この結果から，エンドファイト自身が生存し植物とともに生き残っていくためには植物のすべての種子に感染するのではなく全体の中の一部にのみ感染するような状況でないとならない事が示唆される．Oomachi et al. [7] では，エンドファイトは感染した植物の形質まで変化させてしまう事からエンドファイトなどの微生物と植物の相互作用により，高次の栄養段階の生物に影響を与えることを示唆している．しかし，本研究では逆に (植物より) 高次の栄養段階に属する捕食者が同種の２種類の植物個体 (エンドファイトに感染した個体と感染していない個体) の共存に寄与している事が示唆された．今後は，エンドファイトに感染した植物が植食者に対して何らかの影響を及ぼす場合を考えていく必要があると考える．

A　モデル (3) のヤコビ行列の要素の計算

(3) のヤコビ行列 J は式 (3) の右辺を F，F^e，f として

$$J=\begin{pmatrix} \frac{\partial F}{\partial P} & \frac{\partial F}{\partial P^e} & \frac{\partial F}{\partial x} \\ \frac{\partial F^e}{\partial P} & \frac{\partial F^e}{\partial P^e} & \frac{\partial F^e}{\partial x} \\ \frac{\partial f}{\partial P} & \frac{\partial f}{\partial P^e} & \frac{\partial f}{\partial x} \end{pmatrix}$$

である．ヤコビ行列の要素を計算し内部平衡点（簡単のために $*$ 記号は外してある.）を代入した状況を考える：

$$\begin{aligned}\frac{\partial F}{\partial P} &= \frac{\partial}{\partial P}\{g(x)(1-\delta)P+SR\} \\ &= (1-\delta)g(x)+\frac{\partial S}{\partial P}R+S\frac{\partial R}{\partial P} \\ &= \left\{g(x)(1-\delta)+S\frac{\beta}{\beta P+\beta^e P^e}\right\}(1-R) \\ &= G(1-R)\end{aligned} \tag{7}$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial F}{\partial P^e} &= \frac{\partial S}{\partial P^e}R+S\frac{\partial R}{\partial P^e} \\ &= -g^e(x)(1-\delta^e)R+S\frac{\theta\beta^e}{\beta P+\beta^e P^e}-S\frac{\beta^e}{\beta P+\beta^e P^e}R \\ &= S\frac{\theta\beta^e}{\beta P+\beta^e P^e}-G^e R\end{aligned}$$

$$\frac{\partial F}{\partial x} = \frac{\partial g(x)}{\partial x}(1-\delta)P-\left\{\frac{\partial g(x)}{\partial x}(1-\delta)P+\frac{\partial g^e(x)}{\partial x}(1-\delta^e)P^e\right\}R$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial F^e}{\partial P} &= \frac{\partial}{\partial P}\{g^e(x)(1-\delta^e)P^e+SR^e\} \\ &= \frac{\partial S}{\partial P}R^e+S\frac{\partial R^e}{\partial P} \\ &= -\left\{S\frac{\beta}{\beta P+\beta^e P^e}+g(x)(1-\delta)\right\}R^e \\ &= -GR^e\end{aligned}$$

$$
\begin{aligned}
\frac{\partial F^e}{\partial P^e} &= \frac{\partial}{\partial P^e}\{g^e(x)(1-\delta^e)P^e + SR^e\} \\
&= (1-\delta^e)g^e(x) + \frac{\partial S}{\partial P^e}R^e + S\frac{\partial R^e}{\partial P^e} \\
&= \left\{g^e(x)(1-\delta^e) + S\frac{(1-\theta)\beta^e}{\beta P + \beta^e P^e}\right\} \\
&\quad - \left\{g^e(x)(1-\delta^e) + S\frac{\beta^e}{\beta P + \beta^e P^e}\right\} R^e \\
&= \frac{F^e}{P^e} - G^e R^e = 1 - G^e R^e
\end{aligned}
$$

ここで，$R = (\beta P + \theta\beta^e P^e)/(\beta P + \beta^e P^e)$，$R^e = (1-\theta)\beta^e P^e/(\beta P + \beta^e P^e)$,$G(P, P^e, x) = g(x)(1-\delta) + S\beta/(\beta P + \beta^e P^e)$，$G^e(P, P^e, x) = g^e(x)(1-\delta^e) + S\beta^e/(\beta P + \beta^e P^e)$.

参考文献

[1] Alissa, P. and C. Keith, 2000. Pathogen-driven forest diversity. Nature, **404**: 278-281.

[2] P. Chesson and R. R. Warner, 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive system. Am. Nat., **117**, 923-943.

[3] Clay, K., and Holah, J., 1999. Fungal Endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. Science, **285**:1742-1744.

[4] Clay, K., and Schardl, C., 2002. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. Am. Nat., **160**:S99-S127.

[5] Glenn, A. E., Bacon, C. W., Price, R. and Hanlin, R., 1996. Moleculer phylogeny of *Acremonium* and its taxonomic implications. Mycologia, **88**, 369-383.

[6] Hatcher, M. J., Jaimie T. A. Dick and Dunn, A. M., 2006. How parasites affect interactions between competitors and predators, Ecology Letters, **9** : 1253-1271.

[7] Omacini, M., Chaneton, J. E., Chersa, C. M. and C. B. Müller, 2001. Symbiotic fungal endophytes control insect host-parasite interaction web. Nature, 409: 77-81.